УДК 576.895.772 : 591.05

ФУНКЦИОНАЛЬНЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ ОВАРИОЛ ЯИЧНИКОВ И ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЙ ВОЗРАСТ САМОК ДОЖДЕВКИ ЗАПАДНОЙ НАЕМАТОРОТА ITALICA (TABANIDAE)

А. Г. Весёлкин

Излагаются данные по полному составу яичников самок Hm. $italica\ Mg$. массового вида нодзоны смешанных лесов юга Псковской обл. В определении физиологического возраста использовалась оценка всего состава яичника. Обсуждаются критерии установления физиологического возраста у Tabanidae.

Физиологический возраст слепней в настоящее время определяется на основе методов и критериев, разработанных на кровососущих комарах в 60-е годы. Однако в результате дальнейших исследований процессов оогенеза комаров показано, что достоверную информацию о количестве кладок несут овариолы с сохранившейся концевой ножкой и гонотрофными расширениями. Доля таких овариол в яичниках (индекс диагностичности) невелика и снижается с увеличением возраста самки комара (Чыонг Куанг Хок, 1975; Ланге, Чыонг Куанг Хок, 1981). Соколовой (1983) установлено, что о числе кладок можно судить также по видоизмененным расширениям, называемым вестигиальными. Однако нахождение таких следов в овариолах затруднено и возможно, как отмечает автор, лишь с использованием методики интраовариальной масляной инъекции или путем очень тщательного анатомирования иглами.

Многочисленными исследованиями возрастных изменений, происходящих в яичниках самок слепней, установлено наличие определенной связи между количеством гонотрофических циклов и числом расширений в овариолах (Лутта, 1964, 1967; Паенко, 1966; Павлова, 1968; Lane, Anderson, 1982, и др.). В то же время появились сообщения, по данным которых количество расширений в овариолах слепней не всегда адекватно числу циклов (Magnarelli, Pechuman, 1975; Magnarelli, Anderson, 1979; Magnarelli, Stoffolano, 1980, и др.). Исследованиями Попович (1978) установлено, что в процессе оогенеза у слепней концевые ножки сохраняются только в тех овариолах, из которых не выходило яйцо. Параллельно с созреванием яиц в течение гонотрофического цикла в части овариол происходит дегенерация фолликулов. В итоге к концу каждого цикла на месте дегенерировавших фолликулов в овариолах образуется по одному расширению. Автор указывает, что только по таким овариолам возможно достоверное определение физиологического возраста самок.

С появлением дополнительных данных по оогенезу и строению яичников кровососущих двукрылых диагноз физиологического возраста природных популяций в значительной степени затруднился. Это связано с установлением неравномерного развития и несинхронного функционирования яйцевых трубочек в процессе гонотрофического цикла. Показано (Попович, 1978; Весёлкин, 1984), что яичник гоноактивной самки слепня состоит из овариол различных морфологических типов. Типы овариол, их количественные соотношения отражают особенности онтогенеза особи, что установлено на кровососущих комарах в процессе изучения функциональной роли яйцевых трубочек разных морфологических типов (Ланге, Чыонг Куанг Хок, 1981; Соколова, 1981). В связи

с этим Соколовой (1983) предложен комбинативный метод определения физиологического возраста самок, который предполагает рассмотрение всей комбинации вариантов нормальных овариол яичника. Этот метод, по-видимому, наиболее приемлем и для оценки физиологического возраста самок слепней.

На основании изложенных данных мы поставили цель проанализировать функциональное состояние овариол яичников самок природной популяции слепней на протяжении их летной активности.

материал и методика

Объектом исследования мы избрали дождевку западную Hm. italica Mg. — массовый вид в подзоне смешанных лесов юга Псковской обл.

Сбор слепней проводили летом 1983 г. в Себежском р-не (д. Аннинское). Район расположен на территории, большую часть которой занимают хвойно-

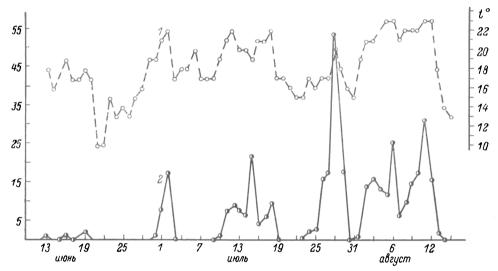


Рис. 1. Сезонный ход численности Hm. italica (по данным 15-минутных учетов на корове).

1 — средняя дневная температура воздуха, в °С; 2 — относительная численность слепней. По оси ординат — количество самок в учете (абс.).

широколиственные леса (сосна, осина, береза, дуб, клен и др.), перемежающиеся с полями и большим количеством озер ледникового происхождения.

Полевой сезон 1983 г. характеризовался ранней теплой весной, неустойчивой дождливой погодой летом и жаркой осенью. С 10 мая и по 13 июня средняя дневная температура воздуха составляла 21 °C, во второй половине июня— 15°, в июле — 18°C, и лишь в первой половине августа сохранялась устойчивая теплая погода со средней дневной температурой воздуха 21°C. Общий период лёта слепней составил 88 дней (с 17 мая по 12 августа). Максимальная численность отмечалась в течение 29 дней (с 30 мая по 9 июня, с 11 по 18 июля, с 28 июля по 6 августа). В ловушки «Манитоба» в эти дни попадали в среднем по 200 самок в день. На одно животное в стаде приходилось около 85 посадок за 15 мин. С начала лёта и до 2 июля доминирующим видом был *H. bimaculata* Мас. (63 % от общего количества слепней, нападавших в эти дни). Начиная с 11 июля и до конца лётной активности основную массу составил вид Hm. italica Mg. (82 %). Первые единичные особи дождевок были отловлены 13 июня (рис. 1). Далее до конца месяца численность самок этого вида оставалась на исходном минимальном уровне. Лишь с наступлением более теплой погоды она увеличилась, достигнув максимума к 28 июля. В связи с тем что первая половина августа была теплой, численность Hm. italica оставалась на высоком уровне до конца лёта.

Для изучения сезонной динамики численности самок слепней отлавливали ежедневно на корове в 10, 16 и 18 ч в течение 15 мин. вручную с одной сто-

роны животного. При построении кривой численности (рис. 1) количество посадок дано в пересчете на все тело животного. Кривая численности построена по результатам учетов в 18 ч — время максимальной суточной активности Hm. italica. В целях исследования физиологического возраста слепней, нападающих на коров, насекомых отлавливали регулярно через каждые три дня на пастбище. В каждой пробе исследовали все яйцевые трубочки у 20 самок, всего просмотрено 176 особей. Методы фиксации, вскрытия и критерии оценки физиологического возраста и фаз развития фолликулов описаны нами ранее (Весёлкин, 1984).

Статистическую обработку полученных данных проводили по Лакину (1980).

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

На основе исследования сочетаний различных типов яйцевых трубочек, их функционального значения мы выделяем 4 основные группы самок. Первую группу составляют самки, ни разу не откладывавшие яйца. Определяющим признаком группы служит наличие концевой ножки в основной массе овариол. В яичниках таких самок содержатся овариолы 3 типов.

- 1. Овариолы, в которых фолликулы первого порядка находятся на различных стадиях развития, а концевая ножка под интимой имеет вид тонкого стебелька без расширений. Яичники всех самок, выведенных из куколок в лаборатории, через 48—72 ч после выхода имаго на 100 % состояли из однородных яйцевых трубочек данного типа с фолликулами на I—II стадиях развития.
- 2. Овариолы с концевой ножкой и одним расширением. Из таких яйцевых трубочек яйцо не выходило, о чем свидетельствует наличие концевой ножки, а расширение образовалось на месте дегенерировавшего фолликула.
- 3. Дегенерирующие овариолы без фолликулов, размеры которых в 2—4 раза меньше по сравнению с нормальными (так называемые карлики). Концевая часть в таких овариолах представлена концевой ножкой без расширений или просто полой трубочкой с одним или двумя слабо выраженными зонами зернистости. Эти зоны видны при прокрашивании нейтральным красным или метиленовой синью.

Яичники самок, не прошедших ни одного гонотрофического цикла, характеризуются относительным постоянством состава: более чем на 97 % они состоят из нормальных овариол с концевой ножкой без расширений. Понижение температуры окружающей среды ниже оптимальной приводит к неравномерному функционированию половой системы. Так, яичники четырех самок *Hm. italica*, отловленных в первые дни лёта (13, 16 и 19 июля), имели однородный состав, а яичники самок, отловленных через две недели холодной и дождливой погоды

Таблица 1 Состав яичников самок *Hm. italica*, ни разу не откладывавших яйца

Дата		Среднее	Средне ноя	Число				
	Число самок (% от всех в выборке)	число овариол в яичнике (абс.)	без рас	ширения		расшире- тем	«карликов» (% от общего числа овариол в яичнике)	
			н	Д	Н	д	Í	
1 VII	69	187	96.1	1.2	2.1	_	0.6	
1 VII	55	175	96.3	2.3	0.6		0.9	
4 VII	40	185	97.0	2.2		_	1.2	
7 VII	50	188	96.8	2.2	0.2		0.8	
4 VII	71	161	97.8	1.9	_		_	
8 VII	30	187	96.6	2.8		· —	0.4	
2 VIII	40	163	97.2	2.5	0.3	_		
6 VIII	5 5	148	97.2	2.8		_		
O VIII	5	150	94.0	6.0		_		

Иримечание. Здесь и в табл. 2-4: H — овариолы с нормальными и Д — с дегенерирующими фолликулами.

(рис. 1), содержали, кроме нормальных, овариолы с дегенерирующими фолликулами и яйцевые трубочки без фолликулов. С 1 по 17 июля среди самок, ни разу не откладывавших яйца, число особей с такими яичниками составляло 78 %. Максимальная дегенерация фолликулов отмечалась в выборках за 1 и 11 июля, т. е. после похолоданий, во время которых в яичниках появились овариолы с расширениями в концевых ножках. В эти дни 48 % особей имели в яичниках от 0.5 до 17.2 % овариол с одним расширением в концевой ножке (табл. 1). В выборке за 24 июля (начало потепления) 20 % самок из неоткладывавших яйца имели однородный состав яичников. Это свидетельствует о недавнем выходе самок из куколки и о пополнении популяции молодыми особями.

Ко второй возрастной группе мы относим самок, яичники которых характеризуются отсутствием концевой ножки в подавляющем большинстве овариол, а также наличием не более одного расширения в яйцевых трубочках с сохранившейся концевой ножкой (табл. 2). В яичниках самок данной группы три типа овариол без концевой ножки.

- 1. Нормальные овариолы с полностью спавшимся яйцевым мешком, причем остатки последнего заметны под первым фолликулом в виде зоны мелкой диффузной зернистости или они вообще не видны. Оболочка яйцевой трубочки не имеет расширений.
- 2. Овариолы с желтым телом в апикальной части спадающегося яйцевого мешка. Оболочка яйцевой трубочки под первичным фолликулом расширена, а в остальной части имеет вид тонкой полой трубки.
- 3. Овариолы с неспавшимся яйцевым мешком. Оболочка овариолы в виде широкого рукава, заполненного однородной массой.

Наличие яйцевого мешка и отсутствие концевой ножки свидетельствуют о выходе из овариолы яйца на последнем гонотрофическом цикле. По таким овариолам нельзя установить, сколько яйцекладок осуществила самка.

Овариолы без фолликулов в данной возрастной группе представлены тремя вариантами: а) овариолы с неспавшимся яйцевым мешком, б) овариолы с одним расширением в концевой ножке, в) овариолы в виде полой трубочки без яйцевого мешка и без концевой ножки. В этом случае иногда видны зоны грануляции.

Наиболее полную информацию о количестве гонотрофических циклов, пройденных самкой, несут овариолы с расширениями и сохранившейся концевой ножкой. Число таких овариол в яичниках невелико. К концу сезона, а также в процессе чередования циклов, оно уменьшается (табл. 2 и 3). Самки, осуществившие один гонотрофический цикл, содержат в яичниках от 0.5 до 20.2 % овариол с одним расширением в концевой ножке.

Состав яичников данной, второй возрастной группы самок значительно изменяется на протяжении лётного сезона. Так, в первой половине лёта среди самок, прошедших один гонотрофический цикл, все особи имели яичники, состоящие более чем на 90 % из овариол с полностью спавшимся яйцевым мешком. В период максимальной активности дождевок (с 28 июля по 11 августа) в выборках появляются самки, в яичниках которых содержатся в основном овариолы со спавшимся яйцевым мешком и желтым телом, а также овариолы с неспавшимся яйцевым мешком (табл. 2). Это указывает на сокращение сроков созревания фолликулов, а также на то, что один цикл сразу же следует за другим. Репродуктивная активность самок достигала максимума в первой половине августа: со 2 по 10 августа яичники 49 % самок состояли из овариол с неспавшимися яйцевыми мешками. Количество информативных овариол в таких яичниках не превышало 1 %.

Еще меньше информативных овариол в следующей, третьей, возрастной группе самок. Отличительная черта данной группы — наличие в яичниках овариол с двумя расширениями в концевой ножке. Группа близка к предыдущей, но отличается большей разнородностью состава яичников (табл. 3). Кроме вышеуказанных типов, имеются овариолы без концевой ножки, в которых есть расширение, расположенное над сократившимся яйцевым мешком. Из таких овариол вышло яйцо (на это указывает яйцевой мешок с желтым телом), после чего на последующем цикле произошла дегенерация очередного фолликула, в результате которой образовалось расширение. Количество овариол этого

Таблица 2 Состав яичников самок *Hm. italica*, содержащих овариолы с одним расширением и концевой ножкой

Число самок Дата (% от всех в выборке)			Среднее число овариол (в %) от общего числа в яичнике														
			с концевой ножкой				(без концево	й ножки с	яйцевым 1	бе						
	(°/o or BCex	Среднее число овариол		без расши-		с 1 расшире-		спавшийся полностью		ое тело сальной	неспавшийся яйцевой		имся еш-	без яйцевого мешка		ІИМИ	
	(aổc.)	рения		нием		яйцевой мешок		части		мешок		павш вым м	без концевой ножки	цевой ой и ирени	с вастрявшими яйцами		
			н	д	н	д	Н	д	Н	д	н	д	с неспавшимся яйцевым меш- ком	без кс ножк	с концевой ножкой и расширени- ем	с вас яйца	
1 VII	15	191	0.2		3.2	_	95.4	0.5	0.5	_	_		_	0.3	_	_	
11 VII	10	195	-	_	4.2	0.2	90.0	0.8	2.6	0.2	_	_	_	1.8	_	0.4	
14 VII	35	170	-	_	3.7	0.5	90.8	2.6	1.2	0.1	-	_	_	0.8	_	0.2	
17 VII	35	170	0.1	_	4.6	0.3	91.6	1.3	1.2	0.3	-	_	_	0.6		_	
24 VII	10	157	_	0.1	10.7	2.1	81.5	5.0	0.5	0.1	_	_	, <u> </u>	_	_	_	
28 VII	25	187	-	_	4.7	0.7	47.6	1.1	44.2	1.6	-	<u> </u>	_	_	_	0.1	
2 VIII	20	154	_	-	2.8	0.5	41.5	5.2	1.4	_	45.2	2.4	_	0.8		. -	
6 VIII	15	169		-	1.3	0.7	29.0	2.7	0.8		63.9	0.7	0.6	_	0.2	_	
10 VIII	43	155	_	-	1.0	0.3	40.4	1.8	23.5	1.0	23.5	3.9	2.5	1.6	_	0.5	

Таблица 3 Состав яичников самок *Hm. italica*, содержащих овариолы с двумя расширениями и концевой ножкой

Число само Дата (% от всех в выборке)				Среднее число овариол (в ⁰/₀) от общего числа в яичнике															-
		ех правиол	с концевой ножкой					без і	концевой	і ножки	т с яйце	без фолликулов							
	Число самок		ол с 1 расшире-		с 2 расшире-		спавшийся полностью яйцевой мешок		1 желтое тело в апи- кальной части		1 расширение над яйцевым мешком				K	без яйцевого мешка		мешка	яйца-
	(% or BCex												неспавшийся яйцевой мешок		с неспавшимся яйцевым мешком	вой	ноя э	с концевой ножкой	
															паві	онце	- 111	-HII.	тряв
			н	д	Н	д	Н	д	Н	д	Н	д	Н	д	с нес	без концевой ножки	1 расши- рение	2 распи- рения	с застрнви
1 VII	15	196	2.4	0.3	1.5	_	18.0	0.6	71.7	2.5	0.5	_	_		_	1.8	0.3	_	0.2
11 VII	5	170	2.3	_	2.3	_	_	_	86.6	1.9	1.7	_	_	_	_	4.1	_		1.1
14 VII	5	187	1.0	0.5	0.5	_	_	_	_	_	1.6	_	85.0	6.9	2.7	1.6	_	_	
17 VII		_	_	0100010	_			_	_	_	_		_	_	_	_		_	
24 VII	5	142	2.8	_	2.1	_	9.1	0.7	76.8	7.0	0.7	_	_	_		0.7	_	-	0.7
28 VII	10	178	0.8	_	0.8	_		_	_		0.9	_	82.2	10.1	3.1	1.9	_	_	_
2 VIII	5	149	1.3	_	0.7	_	93.9	1.3	-	_	_		_	_	_	2.0	_	0.7	_
6 VIII	20	151	1.9	_	1.0	_	_	_	0.9	_	0.9	0.1	77.5	8.5	4.7	1.4	1.7	1.1	0.3
10 VIII	10	143	1.4	_	0.7	_	11.5	_	37.0	0.7	_	_	28.4	6.8	2.5	9.8	_	-	1.1

Таблица 4 Состав яичников самок *Hm. italica* с неспавшимися яйцевыми мешками в овариолах

вата вта вта в в в в в в в в в в в в в в	4	яични-		Среднее число овариол (в ⁰/₀) от общего числа в яичнике												
	m	в яи	бе	з ког	нцево	кон й	ки с я	σ								
		овариол	E .	мешок	тело в	и 0	эние	E G	ийся мешок		яйцевой	бе	з яйце: мешка		яйцами	
		число о	авшийс	спавшийся полностью яйцевой мешо 1 желтое тело части		расширение	над ницен мешком	неспавшийся яйцевой мешо			вой	с концевой ножкой расширения		застрявшими в		
		нее r	СП			- 4a - 4a - 4a	1 ра над меш			неспавшийся мешок	концевой :ки			тряв		
	Число борке)	Среднее ч	н	д	н	д	н	д	Н	д	неспав	без кон ножки	1	2	c 3a(
1 VII	_	_	_	_	_	_		_	_	_	_	_	_		_	
11 VII 14 VII	30	197	-	—	0.3	—	-	_	89.6 94.4	$\begin{array}{ c c } 2.5 \\ 3.0 \end{array}$	$0.9 \\ 2.3$	1.2	-	_	5.3	
14 VII 17 VII	20 15	178 182	_		=	_			97.6	1.4	$0.5^{2.3}$	$0.3 \\ 0.4$	=	_	0.1	
24 VII	15	191	—	_	0.2	—	0.2	_	94.3	2.7	2.0	0.4	0.2	_	_	
28 VII	35	153	_	—	0.5	-		-	91.4	5.7	1.2	0.9	-	0.2	0.1	
2 VIII 6 VIII	$\begin{array}{c} 35 \\ 60 \end{array}$	169 163	0.1				0.1	_	94.7 85.1	$\begin{array}{ c c }\hline 3.1\\ 8.9\\ \end{array}$	1.8 4.8	$\begin{array}{ c c }\hline 0.2\\ 0.9\end{array}$	0.1	_	0.1	
10 VIII	45	142	0.7		1.1	1.4	0.1	_	77.4	11.6	4.3	1.5	0.4	_	1.5	

типа не превышает 1.7 %. Яичники дождевок, прошедших два гонотрофических цикла, содержат значительно больше «карликов» и овариол с застрявшими яйцами, чем яичники самок, осуществивших одну яйцекладку. Встречаются

«карлики» с двумя расширениями в концевой ножке. Характерно и то, что большинство составляют овариолы с одним желтым телом в апикальной части яйцевого мешка, а количество овариол с полностью спавшимся мешком незначительно. Овариолы с концевой ножкой и без расширений отсутствуют. Число овариол с двумя расширениями в концевой ножке в среднем в два раза меньше, чем с одним расширением. Количество самок с неспавшимися яйцевыми мешками в овариолах к концу сезона, начиная с 28 июля, составило большинство.

20 10 150 200 250 N

Рис. 2. Изменение количественного состава яичников самок *Hm. italica* на протяжении сезона.

По оси ординат — частота встречаемости числа овариол в яичнике (Pi). По оси абсцисс — общее число овариол в яичнике (N). I-1 июля; 2-11 июля; 3-28 июля; 4-2 августа; 5-10 августа.

Четвертая группа включает самок, недавно откладывавших яйца. Яичники самок этой группы не содержат информативных овариол с концевой ножкой; большинство (до 96 %) составляют овариолы с неспавшимся яйцевым мешком. Эти признаки отличают группу недавно откладывавших яйца самок от предыдущих групп (табл. 4). В яичниках самок четвертой группы присутствуют все типы овариол, характерные для яичников самок, откладывавших яйца, за исключением овариол с концевой ножкой, а также содержится наибольшее число «карликов», концевая часть которых представлена неспавшимся яйцевым мешком (табл. 2—4).

Погодные условия сезона непосредственно оказали влияние на общую фенологию лёта, на процессы оогенеза и плодовитость самок. Спустя 14 дней после вылета первых дождевок (1 июля) популяция уже была неоднородной, поскольку самки имели яичники с широко варьируемым количеством овариол и различными комбинациями их типов. 30 % составляли особи, откладывавшие яйца. Количество овариол в яичниках изменялось от 140 до 240 (рис. 2, 1). Выборка включала две основные группы: 39 % составили самки со средним количеством овариол в яичниках (182) и 54 % — со средним числом овариол (220).

Структура популяции заметно изменилась вследствие наступившего с 9 июля потепления, которое способствовало вылету насекомых (рис. 1) и массовой откладке яиц. 11 VII 30 % выборки составляли самки, недавно отложившие яйца. В яичниках насчитывалось от 145 до 230 овариол; 80 % составляли особи со средним числом овариол 170 (рис. 2, 2). 14 июля наблюдался первый пик численности дождевок. В это время 60 % особей завершили не менее одного гонотрофического цикла.

Второй пик численности отмечался с 23 июля по 2 августа. В это же время происходил и массовый выплод: более 50 % особей составляли самки, не откладывавшие яйца. За счет пополнения популяции молодыми самками доля остальных возрастных групп в выборках несколько снизилась по сравнению с уровнем, который был до 24 июля. В связи с этим широко варьирует и количество овариол в яичниках: 28 июля оно менялось от 125 до 230 (рис. 2, 3). 2 августа в выборке были отчетливо видны две группы самок, отличающиеся по количеству овариол (рис. 2, 4). Среди этих групп, по-видимому, находились дождевки, вылетевшие во время первого и второго массовых выплодов. В дальнейшем увеличилось количество самок разных групп, откладывавших яйца и одновременно снизилась численность молодых насекомых. На конец лёта (с 6 по 10 VIII) приходится массовая откладка яиц. В это время 52 % составляли особи, недавно осуществившие яйцекладку, 29 % — самки, прошедшие один гонотрофический цикл, и 15 % — два. К этому периоду потенциальная плодовитость самок популяции значительно снизилась, преобладали дождевки с низким (140) количеством овариол в яичниках.

обсуждение

Неравномерное функционирование овариол яичника гоноактивной самки слепня ставит ряд вопросов о достоверности определения физиологического возраста по яйцевым трубочкам с расширениями в концевой ножке. Остается неясным, насколько синхронно проходят дегенерация фолликулов, приводящая к образованию расширений, и созревание яиц. Появление в яичниках самок, не откладывавших яйца, овариол с расширениями в концевой ножке, «карликов» и овариол с дегенерирующими фолликулами свидетельствует о процессах дегенерации, протекающих вне гонотрофического цикла. В связи с этим после завершения самкой одного гонотрофического цикла возможно образование двух и более расширений в концевой ножке. Подобные процессы, очевидно, протекали и в рассматриваемой популяции Hm. italica, самки которой к 1 июля могли завершить не более одного гонотрофического цикла, хотя некоторые из них содержали в яичниках овариолы с двумя расширениями в концевой ножке. В пользу такого предположения свидетельствует то, что во время предшествовавшего периода полной депрессии насекомых (рис. 1) самки не откладывали яйца. О том, насколько давно прошла кладка, можно судить по состоянию яичников, которые к 1 июля состояли на 93 % из овариол либо со спавшимся яйцевым мешком и одним желтым телом, либо с полностью спавшимся яйцевым мешком (табл. 2—3). Самки, недавно осуществившие яйцекладку, в выборке отсутствовали (табл. 4).

Во многих исследованиях обращается внимание на то, что в выборках содержится низкий процент самок, завершивших два и более гонотрофических цикла. Так, Лутта и Быкова (1982), основываясь на многолетних исследованиях, отмечают, что среди сотен вскрытых природных самок *Chrysops*, *Hybomitra*, *Tabanus* и *Haematopota* на юге Карелии особи с тремя завершенными циклами

составляют единицы. По данным Оруа (Auroi, 1982), на западе Швейцарии самки Hm. pluvialis L. завершают первый гонотрофический цикл автогенно, однако особи со следами двух яйцекладок в сборах не встречались. Книперт, исследуя природные популяции Tabanus bromius L. в Гессене, ФРГ, обращает внимание на низкий процент самок с двумя завершенными циклами (Kniepert, 1984). Авторы предполагают дибо высокую смертность самок после двух яйцекладок, либо стирание следов кладок на каждом последующем цикле. Мы пришли к выводу, что в процессе чередования гонотрофических циклов происходит «стирание» следов кладок, поскольку с увеличением возраста самок снижается число информативных овариол в яичнике. Это обусловлено неравномерным функционированием овариол на различных гонотрофических циклах. Если принять во внимание указанные обстоятельства, то становятся понятными причины отсутствия или малого количества в выборках самок со следами двух и более яйцекладок. «Стиранию» следов кладок способствуют также процессы лизиса овариол, протекающие несомненно в первую очередь в яичниках старых особей. Так, по данным А. П. Попович (1978), дегенерирующие овариолы наблюдались в яичниках *Hybomitra ciureai* Ség., *Tabanus autumnalis* L., *T. bro*mius L., обследованных в период ухудшения погоды. Ранее нами (Весёлкин, 1984) также показано присутствие дегенерирующих овариол («карликов») в яичниках самок Hybomitra bimaculata. «Карлики», очевидно, представляют собой овариолы, находящиеся на различных стадиях лизиса, о чем свидетельствуют их малые размеры, отсутствие фолликулов и невыраженность (в большинстве случаев) отделов, присущих нормальным овариолам. Количество дегенерирующих овариол больше у физиологически старых особей, а в яичниках самок, недавно откладывавших яйца, они встречались наиболее часто (табл. 1—4). Последнее характеризует высокую скорость процессов лизиса, которые протекают наиболее интенсивно сразу после завершения яйцекладки.

В целом результаты исследования показали, что полный состав овариол яичников самок изменяется на протяжении сезона. Анализ изменений этого состава позволяет характеризовать такие основные параметры популяции как рождаемость, плодовитость, старение и возрастные изменения в течение лета. Вместе с тем для установления наиболее точных критериев оценки физиологического возраста самок слепней необходимо получить дополнительные

данные о механизме оогенеза.

Литература

Весёлкин А. Г. Физиологический возраст популяции слепней (Tabanidae) Hybomitra bimaculata в Новгородской области. — Паразитология, 1984, т. 18, № 4, с. 263—274. И в а н и щ у к П. П. Автогенное развитие яйцевых фолликулов у некоторых видов кровососущих слепней. — Мед. паразитол., 1977, т. 46, вып. 1, с. 15—19. Лакин Г. Ф. Биометрия, М., Высш. шк., 1980. 293 с. Ланге А. Б., Чыонг Куанг Хок. Абортивный оогенез и физиологический возраст

кровососущих комаров (Diptera, Culicidae). — Мед. паразитол., 1981, т. 50, вып. 3, Лутта А. С. О физиологическом возрасте слепней Карелии. — Мед. паразитол., 1964,

т. 33, вып. 1, с. 44—46. Лутта А. С. Методы и методика изучения гонотрофического цикла слепней (сем. Tabanidae). — В кн.: Проблемы паразитологии. (Тез. докл. 5-й науч. конф. Украин. республ. научн. о-ва паразитол.). Киев, 1967, с. 579—581.

Л утта А. С. Слепни Карелии. Л., Наука, 1970. 303 с.
Л утта А. С., Быкова Х. И. Слепни (сем. Tabanidae) Европейского Севера СССР. Л., Наука, 1982. 184 с.

- Павлова Р. П. Плодовитость самок Tabanus bovinus L. и Hybomitra solstitialis Schin. в зависимости от физиологического возраста. Зоол. журн., 1968, т. 47, вып. 7, c. 1103—1106.
- Паенко Н. К. К методике определения физиологического возраста слепней (Tabanidae Diptera). Сб. зоол. и паразитол. работ. Изд-во Воронеж. ун-та, 1966, с. 91—97. Попович А. П. Слепни (Diptera, Tabanidae) в зоне влияние верховья Каховского водохранилища. -

- Автореф. канд. дис. Киев, 1978. 23 с. Соколова М. И. Возрастные изменения и морфологические типы овариол самок северной популяции кровососущих комаров Aedes caspius dorsalis Mg. — Мед. паразитол.,

1981, т. 50, вып. 6, с. 63—70.

Соколова М.И. Диагностическое значение структур овариол при определении физио-логического возраста самок кровососущих комаров (Culicidae, Diptera) — Мед. паразитол., 1983, т. 61, вып. 2, с. 53—58.

Чыонг Куанг Хок. Строение концевой ножки и соединительных стебельков яйцевой трубочки кровососущих комаров (Culicidae). Новые дополнительные признаки для определения физиологического возраста. — Вест. Моск. ун-та, серия 6. Биол.-почво-

определения физиологического возраста. — Вест. Моск. ун-та, серия 6. Биол.-почвовед., 1975, № 4, с. 12—17.

A u r o i C. Physiological age of tabanid (Diptera) populations in Switzerland. — J. Med. Entomol., 1982, vol. 19, N 3, p. 281—284.

K n i e p e r t F. W. Einfluss der Ernährung durch Blut, Nektar und der Zugabe von Wasser auf die physiologische Altersstruktur und die Oogenese bei der Bremse Tabanus bromius Linné, 1758 (Diptera; Tabanidae). — Zool. Anz., 1984, Bd 212, N 3/4, s. 151—157.

L a n e R. S., A n d e r s o n J. R. The reproductive life history and blood meal sources of Chrysops hirsuticallus (Diptera: Tabanidae). — J. Med. Entomol., 1982, vol. 19, N 2, p. 457, 463

p. 157—163.

p. 157-163.
Magnarelli L. A., Pechuman L. L. Ovarian studies of Tabanus quinquevittatus (Diptera: Tabanidae). — J. Med. Entomol., 1975, vol. 11, p. 687-690.
Magnarelli L. A., Anderson J. R. Oviposition, fecundity and fertility of the salt marsh deer fly Chrysops fuliginosus (Diptera: Tabanidae). — J. Med. Entomol., 1979, vol. 15, N 2, p. 176-179.
Magnarelli L. A., Stoffolano J. G. Blood feeding, oögenesis and oviposition by Tabanus nigrovittatus in the laboratory. — Ann. Entomol. Soc. Amer., 1980, vol. 73, N 1, p. 14-17.

ЗИН АН СССР, Ленинград

Поступило 16 VIII 1984

FUNCTIONAL CHANGES OF OVARY'S OVARIOLES AND PHYSIOLOGICAL AGE OF HAEMOTOPOTA ITALICA FEMALES (TABANIDAE)

A. G. Veselkin

SUMMARY

The contents of ovaries in females of H. italica, a dominant species in the subzone of mixed forests in the Pskov region, was investigated. Four age groups of females were arranged on the basis of combinations of various types of ovarioles and their diagnoses. Dynamics of age contents of horse flies attacking cattle during their flight activity is given. The methods of identification of physiological age of horse flies are discussed.